

蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传与进化

赵新成, 王琛柱*

(中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要: 性信息素通讯是普遍而又古老的化学通讯的一种形式。多数鳞翅目蛾类依靠高度种特异性的性信息素通讯寻找配偶以及实现种间生殖隔离。种特异性信息素通讯系统的遗传与进化过程往往是物种形成的组成部分。虽然现在还没有直接证据表明性信息素通讯系统分化可以促使新物种的形成, 但是关于性信息素通讯系统的多态性、遗传变异以及遗传机制的研究表明性信息素信号容易发生漂变, 而性信息素的接受系统可以适应漂变的性信息素信号。本文对蛾类性信息素通讯系统的遗传与进化的研究进展作了评述, 并对性信息素通讯系统进化与物种形成之间的关系进行了讨论。

关键词: 鳞翅目; 蛾类; 性信息素; 性信息素通讯系统; 遗传; 进化; 物种形成; 生殖隔离

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)02-0323-10

Inheritance and evolution of the sex pheromone communication system of lepidopterous moths

ZHAO Xin-Cheng, WANG Chen-Zhu* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: The sex pheromone communication is one of the chemical communications which are universal and ancient in nature. Most lepidopterous moths rely on the species-specific sex pheromone communication for mate finding and reproductive isolation between species. The processes for inheritance and evolution of species-specific sex pheromone communication are always a part of the process of speciation. Although no direct evidence for that the splitting of sex pheromone communication initializes the process of speciation, the research results for polymorphic pheromone channel and genetic architecture of pheromone communication system indicated the sex pheromone could shift and pheromone acceptor could track the shift. In this paper, we reviewed the research progresses of inheritance and evolution of sex pheromone communication system and discussed the role of pheromone communication system for speciation.

Key words: Lepidoptera; moths; sex pheromone; sex pheromone communication system; inheritance; evolution; speciation; reproductive isolation

化学通讯是一种极其普遍而又古老的通讯方式。就多数昆虫而言, 化学通讯对其寻找食物、寻找寄主、寻找配偶以及产卵地点等起到至关重要的作用(Cardé and Baker, 1984; Hildebrand, 1995)。多数鳞翅目昆虫尤其蛾类是依靠种特异的性信息素通讯来寻找同种配偶完成种群繁衍并借此与同域近缘种形成生殖隔离(Cardé and Baker, 1984)。由于性信息素通讯系统的高度种特异性与物种间生殖隔离密切相关, 所以性信息素通讯系统的遗传与进化过程往往是物种形成的组成部分(Cardé and Baker, 1984;

White *et al.*, 1995)。因而, 研究性信息素通讯系统的进化与遗传机制对认识昆虫物种的形成方式和过程具有重要的意义。另外, 利用性信息素迷向法干扰昆虫交配可以达到控制害虫的目的, 但长时间使用后, 昆虫对性信息素的干扰会形成抗性, 所以研究性信息素通讯系统的遗传与进化对研究昆虫如何对性信息素干扰形成抗性以及消除抗性也具有指导意义(Evenden and Haynes, 2001)。近十几年来, 国际上有关性信息素通讯系统的进化和遗传机制的研究逐渐开展并不断深入(Löfstedt *et al.*, 1990; Löfstedt

基金项目: 国家自然科学基金项目(30330100); 中国科学院国际合作伙伴创新团队项目(CXTDS2005-4)

作者简介: 赵新成, 男, 1976年生, 山东苍山人, 博士研究生, 主要从事昆虫感觉生理学, E-mail: zhaoxc@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: czwang@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2005-06-29; 接受日期 Accepted: 2005-11-29

1993 ;Roelofs *et al.* , 2002 ;Roelofs and Rooney, 2003 ; Cardé and Haynes, 2004)。相对而言,国内这方面的研究还处于起步阶段(Wang and Dong, 2001 ;Wang *et al.* , 2005 ;Zhao *et al.* , 2005)。为推动国内在此领域的研究,我们对当前昆虫性信息素通讯系统进化与遗传的研究进展进行评述。

1 性信息素通讯系统的进化

自然界生物进化过程,特别是涉及到物种形成,所经历时间往往以百万年计,因而无法对其进行直接观察。所以研究生物进化的方法常常是通过鉴定近缘类群,比较其性状差异,研究造成性状差异的遗传基础,进而解释某性状从一分类群到另一分类群的演变(Foster, 1997)。昆虫性信息素通讯系统进化是昆虫物种形成中所经历的关键过程,研究方式主要有 4 种:1)研究不同地理种群性信息素通讯系统的变异性,可以洞察物种形成的初始过程;2)比较近缘种性信息素通讯系统的差异性,构建系统发育树,可以推测性信息素通讯系统多样化是如何发生的;3)采用人工选择方法,测定性信息素通讯系统中相关性状的遗传力,研究性信息素通讯系统的发

生进化的可能性;4)利用具有性信息素通讯系统差异的不同种或不同种群间进行杂交,比较研究亲本与杂交后代性状差异性,可以阐明其差异的遗传机理(Foster, 1997 ;Haynes, 1997)。

1.1 不同地理种群性信息素通讯系统的多态性

通过比较不同地理种群的黄地老虎 *Agrotis segetum* 的性信息素通讯系统,发现不同地理种群的黄地老虎的性信息素具有显著多态性(表 1)(Löfstedt *et al.* , 1986a ;Hansson *et al.* , 1990 ;Tòth *et al.* , 1992 ;Wu *et al.* , 1999)。根据主要性信息素成分的比例,可将欧洲黄地老虎划分为 3 种性信息素型:法国型、瑞典型、亚美尼亚/保加利亚型。性信息素的产生与感受表现一定程度的协同变异。比如,雌蛾性信息素成分顺-5-癸烯醇乙酸酯(Z5-10:Ac)含量多时,雄蛾触角上 Z5-10:Ac 感器数量相对也多;Z5-10:Ac 含量少时,雄蛾触角上 Z5-10:Ac 感器数量相对也少。但是性信息素产生与性信息素感器之间并不存在完全的遗传连锁,比如性信息素成分顺-9-十四碳烯醇乙酸酯(Z9-14:Ac)在亚美尼亚/保加利亚种群的雌蛾性信息素腺体内含量多,并具有显著诱蛾活性,但同种雄蛾触角上相应 Z9-14:Ac 感器的相对数量没有增加(Löfstedt *et al.* , 1986a)。

表 1 不同地理种群黄地老虎的性信息素通讯系统的比较

Table 1 Sex pheromone components and antennal receptor neurons in different geographical populations of <i>Agrotis segetum</i>							
产地 Locality	性信息素比例			触角感器相对数量比例			参考文献 References
	Ratio of sex pheromone components			Ratio of different types of antennal receptors			
	Z5-10: Ac	Z7-12: Ac	Z9-14: Ac	Z5-10: Ac	Z7-12: Ac	Z9-14: Ac	
亚美尼亚 Armenia	1	52	47	9	90	1	Hansson <i>et al.</i> , 1990
保加利亚 Bulgaria	1	42	57	6	92	2	Hansson <i>et al.</i> , 1990
匈牙利 Hungary	2	41	57	—	—	—	Löfstedt <i>et al.</i> , 1986a
瑞典 Sweden	4	52	44	66	33	1	Löfstedt <i>et al.</i> , 1986a
英国 Britain	9	45	46	40	56	4	Löfstedt <i>et al.</i> , 1986a
法国 France	47	40	13	87	12	1	Löfstedt <i>et al.</i> , 1986a

黄地老虎瑞典种群的雌蛾性信息素腺体产生并释放 4 种化合物,即 Z5-10:Ac、顺-7-十二碳烯醇乙酸酯(Z7-12:Ac)、Z9-14:Ac 和顺-5-十二碳烯醇乙酸酯(Z5-12:Ac),其比例为 1:5:2.5:0.1。而黄地老虎津巴布韦种群的雌蛾的性信息素腺体所产生这 4 种化合物的比例为 1:0.25:0.03:0.1。采用细胞内记录方法,研究触角叶内投射神经元对 4 种化合物组成的性信息素混合物的反应。结果发现,所检测

的瑞典种群雄蛾的 14 个神经元,其中 13 个对本种群的性信息素混合物有反应,而 1 个对津巴布韦种群的性信息素混合物有反应。所检测的津巴布韦种群雄蛾的 10 个神经元,其中只有 4 个对本种群的性信息素混合物有反应,而 6 个对瑞典种群的性信息素混合物有反应。这也许暗示黄地老虎津巴布韦种群起源于欧洲(Hansson and Anton, 2000)。

不同地理种群的性信息素通讯系统变异形成的

原因可能是由于长时间地理隔离,其性信息素通讯系统所经受的选择压力不同;或者是决定性信息素产生和感受的基因发生突变,并通过纯粹偶然的机会固定下来。

1.2 近缘种性信息素通讯系统的差异性

相对于不同地理种群的性信息素通讯系统的差异,近缘种的性信息素通讯系统的差异性更大。由不同成分或相同成分不同比例的性信息素和种间、种内行为拮抗剂(antagonists)共同组成种特异性的性信息素信道。欧洲代表性巢蛾属 *Yponomeuta* 昆虫主要有 9 种,其性信息素成分主要是 11 位不饱和的 14 碳或 16 碳乙酸酯、醇类化合物。由于 *Y. rorellus* 雌蛾性信息素腺体内的 $\Delta 11$ 位去饱和酶失去酶活性,*Y. rorellus* 只合成饱和的性信息素腺体成分(Löfstedt *et al.*, 1986b),所以其性信息素主要成分是十四醇乙酸酯(14:Ac)。相应的,在 *Y. rorellus* 雄蛾触角上存在大量 14:Ac 感器(Löfstedt *et al.*, 1990)。*Y. rorellus* 与其近缘种 *Y. cagnebellus*, *Y. padellus*, *Y. mahalebells* 和 *Y. malinellus* 是单一起源的品系,在进化过程中,*Y. irrorellus*, *Y. plumbellus* 和 *Y. vigintipunctatus* 比 *Y. rorellus* 更早的从祖先中分化出来(Löfstedt *et al.*, 1986b)。所以在 *Y. rorellus* 触角上还存在其他巢蛾属昆虫所具有的顺/反-11-十四碳烯醇乙酸酯(Z/E11-14:Ac)感器,由于长时间的进化、适应,Z/E11-14:Ac 引发的神经回路抑制 *Y. rorellus* 寻找配偶的行为反应,从而使其与其他巢蛾形成生殖隔离。另外,*Y. rorellus* 与同属其他巢蛾在染色体数上存在差异,它们的杂交后代适应性差。

实夜蛾亚科 Heliothinae 的雌蛾性信息素腺体成分主要是长链、不饱和的 14 碳和 16 碳的醛、醇、酯类化合物(赵新成等,2003a)。但对于多数实夜蛾亚科昆虫,介导其雄蛾寻找配偶的性信息素成分主要有 2 种(表 2)。尽管 2 种成分有所差异或 2 种成分比例有所差异,但是行为拮抗剂对实夜蛾亚科昆虫之间的生殖隔离也往往起很重要的作用。美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *Helicoverpa assulta* 的两种性信息素成分是顺-11-十六碳烯醛(Z11-16:Ald)和顺-9-十六碳烯醛(Z9-16:Ald),比例分别为 100:1.8,100:2.5 和 100:1 333(Klun *et al.*, 1980a;Cork *et al.*, 1992)。Z9-14:Ald 是美洲棉铃虫、棉铃虫和烟青虫与其他实夜蛾亚科昆虫种间通讯的干扰信号(Kehat and Dunkelblum, 1990;Vickers *et al.*, 1991;Boo *et al.*, 1995)。美洲

棉铃虫与棉铃虫和烟青虫分布在不同的地理区域,从而形成地理生殖隔离。棉铃虫和烟青虫的两性信息素成分比例具有差异,从而形成种特异性信息素通讯。同美洲棉铃虫一样,烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 性信息素主要成分也是 Z11-16:Ald,但是其次要成分是顺-9-十四碳烯醛(Z9-14:Ald),二者比例为 100:3.9,从而形成与美洲棉铃虫的生殖屏障(Klun *et al.*, 1980b)。*Heliothis subflexa* 的性信息素主要成分是 Z11-16:Ald,次要成分是 Z9-16:Ald,比例为 100:66,同时顺-11-十六碳烯醇(Z11-16:OH)对其也具有行为引诱作用(Teal *et al.*, 1981;Vickers, 2002)。但是,Z11-16:OH 和顺-11-十六碳烯醇乙酸酯(Z11-16:Ac)是烟芽夜蛾的行为拮抗剂,所以烟芽夜蛾与 *H. subflexa* 具有生殖隔离(Klun *et al.*, 1980b)。Cork 和 Lobos (2003) 发现阿根廷棉铃虫 *Helicoverpa gelatopoeon* 性信息素主要成分是 Z9-16:Ald 和十六碳醛(16:Ald),比例为 84:100,而 Z11-16:Ald 显著降低 Z9-16:Ald 引诱雄蛾的数量,这样,阿根廷棉铃虫形成与其他几种实夜蛾亚科昆虫不同的性信息素通讯方式。

单细胞记录表明实夜蛾亚科雄蛾触角上主要有 3 种类型的性信息素感器(表 3;图 1)。美洲棉铃虫、烟青虫、烟芽夜蛾和 *H. subflexa* 雄性触角上 A 类型感器,其内具有 Z11-16:Ald 受体神经元,并且此类神经元的敏感性、特异性相似,只是相对数量有所差异。棉铃虫对 Z11-16:Ald 有强电生理反应(吴才宏,1993;范伟民等,2003;赵新成等,2003b),这表明棉铃虫触角上也具有 A 类型感器。但是这些实夜蛾亚科雄蛾触角上的 B、C 类型感器的敏感性、特异性以及相对数量呈现明显差异(Almaas and Mustaparta, 1990, 1991;Berg and Mustaparta, 1995;Cossé *et al.*, 1998;Baker *et al.*, 2004)。美洲棉铃虫的 B 类型感器只感受 Z9-14:Ald,但 C 类型感器具有 2 个嗅觉受体神经元,其中 1 个可以感受 Z9-16:Ald 和 Z9-14:Ald,而另 1 个感受 Z11-16:Ac 和 Z11-16:OH(Cossé *et al.*, 1998)。烟青虫触角上没有 B 类型感器,但具有 90% C 类型感器,其内的 2 个嗅觉受体神经元分别感受 Z9-16:Ald、Z9-14:Ald 及顺-9-十六碳烯醇(Z9-16:OH)(Berg and Mustaparta, 1995;Berg *et al.*, 2005)。*H. subflexa* 触角上的 B 类型感器只具有 1 个嗅觉受体神经元,但可以感受 Z9-14:Ald 和 Z9-16:Ald 的刺激,C 类型感器内的 2 个嗅觉受体神经元分别感受 Z11-16:Ac 和 Z9-14:Ald 及 Z11-16:OH(Baker *et al.*, 2004)。烟芽夜蛾

触角上 B 类型感器只感受 Z9-14:Ald,而 C 类型感器内 2 个嗅觉受体神经元分别感受 Z11-16:Ac 及 Z11-16:OH 和 Z9-14:Ald,与 *H. subflexa* 存在差异 (Baker *et al.*, 2004)。几种实夜蛾亚科近缘种的 Z11-16:Ald 感器的特异性相似,说明 Z11-16:Ald 受体神经元膜受体在进化上具有保守性。其他化合物

的嗅觉受体神经元存在一定程度的差异性,暗示这些神经元上的膜受体发生了遗传变异,这对实夜蛾亚科物种形成具有重要的意义。进一步研究这些感受器的膜受体发生了哪些改变,如何改变,对于阐明物种形成的过程有重要的作用。

表 2 几种实夜蛾亚科昆虫的性信息素和行为拮抗剂及相对比例

Table 2 Sex pheromone components and behavioral antagonists of heliothine moths and there ratios					
物种 Species	性信息素 Sex pheromone components		拮抗剂 Antagonists		参考文献 References
<i>Helicoverpa zea</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-16:Ald 1.8	Z9-14:Ald 0	Z11-16:OH 0	Klun <i>et al.</i> , 1980a
<i>Helicoverpa punctiger</i>	Z11-16:Ald 100	Z11-16:OH 75	Z9-14:Ald 0	—	Rothschild <i>et al.</i> , 1982
<i>Helicoverpa armigera</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-16:Ald 2.5	Z9-14:Ald 1.5	Z11-16:OH 5.5	Kehat and Dunkelblum, 1990
<i>Helicoverpa assulta</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-16:Ald 1 333	Z9-14:Ald 0	Z9-16:OH 22.7	Cork <i>et al.</i> , 1992
<i>Helicoverpa gelatopoeon</i>	—	Z9-16:Ald —	Z11-16:Ald 0	—	Cork and Lobos, 2003
<i>Heliothis subflexa</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-16:Ald 66	Z11-16:OH 40.6	—	Teal <i>et al.</i> , 1981
<i>Heliothis virescens</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-14:Ald 3.9	Z11-16:OH 3.9	Z11-16:Ac 0	Klun <i>et al.</i> , 1980a
<i>Heliothis phloxiphaga</i>	Z11-16:Ald 100	Z11-16:OH 7.2	—	—	Raina <i>et al.</i> , 1986
<i>Heliothis peligera</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-14:Ald 14.6	—	—	Dunkelblum and Kehat, 1989
<i>Heliothis maritima</i>	Z11-16:Ald 100	Z9-16:Ald trace	—	—	Szőcs <i>et al.</i> , 1993

表 3 几种实夜蛾亚科雄蛾触角上各类型感器的百分比

物种 Species	感器类型 Type of sensillum			参考文献 References
	A	B	C	
<i>Heliothis subflexa</i>	72	18	8	Baker <i>et al.</i> , 2004
<i>Heliothis virescens</i>	81	3	16	Baker <i>et al.</i> , 2004
<i>Helicoverpa zea</i>	71	10	19	Cossé <i>et al.</i> , 1998
<i>Helicoverpa assulta</i>	10	—	90	Berg and Mustaparta, 1995
<i>Helicoverpa assulta</i>	5	—	95	Berg <i>et al.</i> , 2005

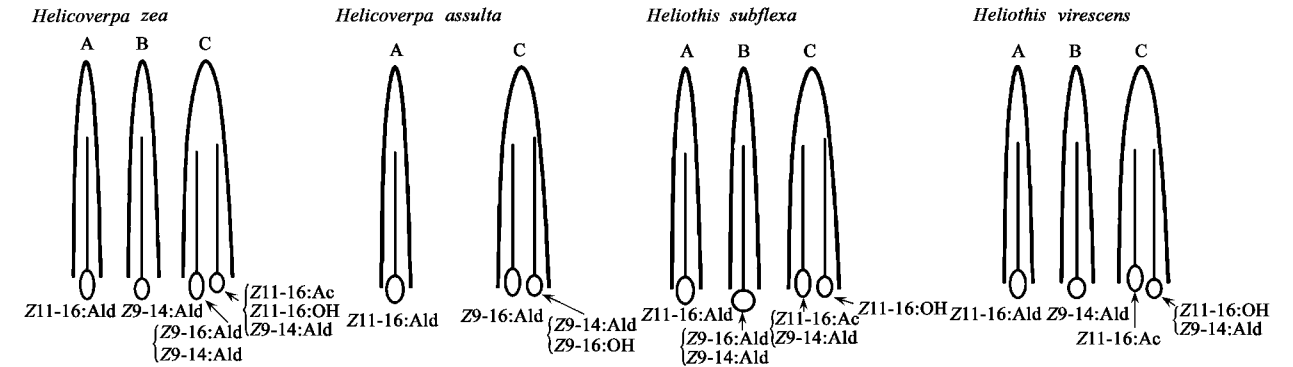


图 1 单细胞记录到实夜蛾亚科雄蛾触角上的 3 种感器(A, B, C)示意图。锥形代表感器,圆圈代表神经元细胞体,直线代表树突(仿 Baker *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2005)

Fig. 1 Schematic comparison of types A, B, C sensilla as results from single sensillum recording of heliothine moths. Ovals at the bases indicate cell bodies of olfactory receptor neurons and the lines indicate dendrites housed within the conical depictions of sensilla (Adapted from Baker *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2005)

蛾类昆虫触角接收性信息素化合物刺激,并将性信息素信号传递到中枢神经系统,中枢神经系统对信号进行综合处理,并进一步将整合的信号传递给运动神经元,从而支配昆虫行为反应。昆虫中脑上触角叶(antennal lobe)是气味信号的初级处理中心。雄性个体的触角叶内具有膨大的神经纤维球,几个膨大的神经纤维球构成巨大神经纤维球复合体(macrogglomerular complex, MGC)。MGC 的最大神经纤维球呈积云状,位于触角神经进入触角叶的入口处,被称为神经纤维球 a ;神经纤维球 a 周围有几个卫星神经纤维球,从脑中间到脑外侧,依次命名为 b, c, d……(Hansson, 1997)(图 2)。MGC 可以特异地处理求偶雌蛾释放的性信息素,但不同神经纤维球往往感受不同的性信息素成分(图 2)。

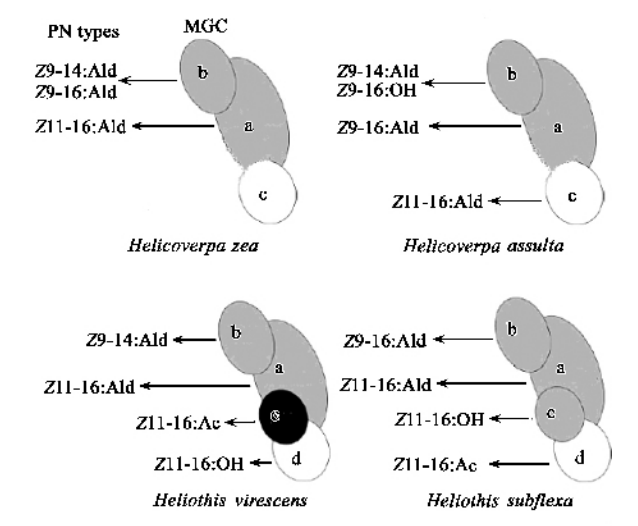


图2 美洲棉铃虫、烟青虫、烟芽夜蛾和 *H. subflexa* 触角叶内巨大神经纤维球 MGC 的投射神经元(PN)类型示意图(仿 Vickers and Christensen, 2003 ; Berg *et al.* , 2005)

Fig. 2 Schematic comparison of project neurons (PN) types in MGC of *Helicoverpa zea*, *Helicoverpa assulta*, *Heliothis virescens* and *Heliothis subflexa* (Adapted from Vickers and Christensen, 2003 ; Berg *et al.* , 2005)

对于实夜蛾亚科昆虫,美洲棉铃虫、烟青虫、烟芽夜蛾和 *H. subflexa* 的触角叶形态与功能已经有初步研究(Christensen *et al.* , 1991 ; Berg *et al.* , 2002 ; Vickers and Christensen, 2003)。其中美洲棉铃虫、烟青虫的 MGC 由 3 个神经纤维球构成,而烟芽夜蛾、*H. subflexa* 的由 4 个神经纤维球构成(Christensen *et al.* , 1991 ; Berg *et al.* , 2002 ; Vickers and Christensen, 2003)(图 2)。蛾类雄性昆虫触角叶内 MGC 中神经纤维球的数量往往与雌性性信息素和行为拮抗剂的种类相当,一个神经纤维球主要感受、处理一种化合物的信息(Anton and Homberg,

1999)。在这 4 种昆虫中,神经纤维球 a 形态结构相似,并且美洲棉铃虫、烟芽夜蛾、*H. subflexa* 神经纤维球 a 的功能一样,处理来自主要性信息素成分 Z11-16:Ald 的信号(Christensen *et al.* , 1991 ; Vickers and Christensen, 2003)。但它们的卫星神经纤维球的功能存在差异,美洲棉铃虫神经纤维球 b 处理性信息素成分 Z9-16:Ald 和 Z9-14:Ald,而烟芽夜蛾神经纤维球 b 仅处理性信息素成分 Z9-14:Ald, *H. subflexa* 神经纤维球 b 仅处理性信息素成分 Z9-16:Ald(Christensen *et al.* 1991 ; Vickers and Christensen, 2003)。美洲棉铃虫神经纤维球 c 位于腹面,可以感受行为拮抗剂 Z11-16:OH(Christensen *et al.* , 1991) ; 烟芽夜蛾神经纤维球 c 处理 Z11-16:Ac,而神经纤维球 d 可能用来处理 Z11-16:OH 信息 ;*H. subflexa* 神经纤维球 c 处理 Z11-16:OH 信息,而神经纤维球 d 可能是处理 Z11-16:Ac 信息,与烟芽夜蛾的存在差异(Vickers and Christensen, 2003)。卫星神经纤维球的功能分化对于近缘种利用性信息素完成生殖隔离有重要的意义。钴-赖氨酸染色显示烟青虫神经纤维球 a 可能感受 Z9-16:Ald,神经纤维球 c 可能感受 Z11-16:Ald,神经纤维球 b 可能处理行为拮抗剂信号 Z9-14:Ald、Z9-16:OH(Berg *et al.* , 2005),与其他实夜蛾亚科昆虫有显著差异。进一步采用细胞内记录研究烟青虫的 MGC 神经元对性信息素信号和行为拮抗剂信号的感受,对于研究烟青虫的 MGC 神经元功能转变,研究实夜蛾亚科昆虫如何利用性信息素完成生殖隔离,以及研究在进化或物种形成过程中 MGC 所起作用具有重要的意义。

1.3 遗传力估计

遗传力可以估计群体遗传结构和群体所处环境对性状的综合作用,也可以测量加性效应基因作用的大小,以及可估计性状在选择作用下变化的速度。研究昆虫性信息素系统的变异和遗传力有助于理解性信息素系统的遗传方式和进化的可能性。棉铃虫 *Pectinophora gossypiella* 的性信息素成分是顺-7 反-11-16 碳烯醇乙酸酯((Z, E)-7, 11-16:Ac)和顺-7 顺-11-16 碳烯醇乙酸酯((Z, Z)-7, 11-16:Ac)比例为 44.2:55.8。两成分遗传相关系数是 0.99,遗传因子相同或紧密连锁。雌蛾单个腺体内性信息素含量与两成分的比例的遗传相关性较低,说明两者可能是由不同的遗传因子控制。雌蛾腺体内性信息素含量的遗传力是 0.41,两性信息素成分的混合物的遗传力是 0.34 (Collins and Cardé, 1985)。雄蛾对比例为 44:56 的两性信息素混合物的行为反应的遗传力是

0.385,对 25:75 行为反应的遗传力是 0.377,对 65:35 行为反应的遗传力是 -0.145,对 25:75 反应敏感性的遗传力是 0.117,对 65:35 反应敏感性的遗传力是 -0.043,这些结果表明雄蛾对不同比例混合物的行为反应的遗传力大小不一样 (Collins and Cardé, 1989)。但是,雌蛾产生的性信息素混合物的遗传力与雄蛾对性信息素感受的遗传力相当,说明雌蛾性信息素产生与雄蛾的性信息素感受呈一定的遗传连锁 (Collins and Cardé, 1989)。野生型雄性粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 对突变型个体的性信息素的行为反应遗传力是 0.25 野生型粉纹夜蛾雄蛾对野生型个体的性信息素,突变型雄蛾对野生型个体的性信息素和突变型个体的性信息素行为反应的遗传力均几乎为 0 (Evenden *et al.*, 2002)。以上结果表明雄蛾对不同性信息素混合物的行为反应遗传方式不同,遗传力存在差异。这有利于野生型性信息素通讯系统的稳定和突变型性信息素通讯系统的建立。性信息素产生的遗传力与性信息素感受的遗传力相当有助于性信息素系统的快速协同进化。

1.4 性信息素通讯系统的遗传

了解性信息素通讯系统的进化过程,研究性信息素的合成、释放系统与性信息素接收、感受系统的协同进化,首先需要研究这两系统的遗传机制。目前还不清楚决定蛾类昆虫的性信息素通讯系统的基因数目有多少。利用种间或种群间杂交方法,研究造成性信息素通讯系统差异的遗传模式,进而判断决定性信息素系统发生差异的基因多寡是一重要的研究途径。

杂交试验结果证明一些蛾类昆虫性信息素通讯系统的遗传模式遵从孟德尔规律 (Priesner and Baltensweiler, 1987; Roelofs *et al.*, 1987; Hansson *et al.*, 1989; Renou *et al.*, 1996, 1997; Foster *et al.*, 1997; Teal and Tumlinson, 1997)。常染色体上 1 个基因位点上的 2 个等位基因决定欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 两种群 (*Z* 型, $Z/E11-14:Ac = 97:3$; *E* 型, $Z/E11-14:Ac = 1:99$) 性信息素比例的差异 (Klun and Maini, 1979; Roelofs *et al.*, 1987)。但是,两种群杂交后代的两种性信息素成分的比例呈双峰分布,其原因是 *Z* 种群两个不同的等位基因分别与 *E* 种群的等位基因结合造成的 (Zhu *et al.*, 1996a)。Monti 等 (1997) 研究发现 *Spodoptera latifascia* 和 *S. descoinsi* 的性信息素产生由 1 对常染色体上主效等位基因调控。粉纹夜蛾、黄地老虎、*Ctenopseustis obliquana* 和 *C. herana*、烟芽夜蛾和 *H. subflexa* 的性

信息素产生由常染色体上多个基因控制 (Hunt *et al.*, 1990; Foster *et al.*, 1997; Laforest *et al.*, 1997; Teal and Tumlinson, 1997)。

与雌蛾性信息素产生的遗传方式不同的是,雄蛾对性信息素感受的遗传方式往往是伴性遗传 (*Z*-linked inheritance)。欧洲玉米螟雄蛾对性信息素的电生理反应由常染色体上单个基因位点控制,但是其对性信息素的行为反应由性染色体上单个基因位点控制 (Hansson and Löfstedt, 1987; Roelofs *et al.*, 1987)。控制欧洲玉米螟雌蛾信息素产生的基因与控制其雄蛾对性信息素电生理反应的基因在遗传上没有连锁 (Löfstedt *et al.*, 1989)。通过比较研究 *Zeiraphera diniana* 两寄主型的杂交后代对性信息素的触角电生理反应,发现 *Z* 染色体一个基因座上 2 个等位基因控制雄性对性信息素的触角电生理反应 (Priesner and Baltensweiler, 1987)。*C. obliquana* 和 *C. herana* 触角对性信息素的电生理反应和行为反应均由 *Z* 染色体上单个主效基因 (major effect locus) 和一些次要、独立的遗传因子控制,但是还不清楚这 2 个主效基因是否为同一个,是否存在连锁。将小地老虎 *Agrotis ipsilon* 和黄地老虎杂交的 F_1 代触角传感器与亲本进行比较,可以知道 *Agrotis* 这 2 个种的触角传感器类型和分布由多个基因控制,其中 $Z7-12:Ac$ 和 $Z5-10:Ac$ 传感器与 $Z5-12:Ac$ 传感器由截然不同的基因调控 (Renou *et al.*, 1996; Gadenne *et al.*, 1997)。比较雄性棉铃虫、烟青虫以及它们的杂交后代对性信息素 $Z11-16:Ald$ 、 $Z9-16:Ald$ 的触角电位 (electroantennogram, EAG) 反应,发现正反杂交后代对 $Z11-16:Ald$ 的反应介于棉铃虫与烟青虫之间,而对 $Z9-16:Ald$ 的反应均与棉铃虫的相似 (Zhao *et al.*, 2005)。这说明控制棉铃虫、烟青虫对 $Z11-16:Ald$ 的反应差异的基因与控制对 $Z9-16:Ald$ 的反应差异的基因不同。棉铃虫、烟青虫以及它们的杂交后代对性信息素行为反应结果也显示对两种不同性信息素 (棉铃虫性信息素和烟青虫性信息素) 的行为反应遗传方式不同 (Zhao *et al.*, 2005)。

总体上,对性信息素通讯系统遗传机理的研究还比较少,根据目前的研究结果,知道主效基因和多基因效应对性信息素通讯系统的进化起重要的作用。数量性状基因座位 (quantitative trait locus, QTL) 分析对研究性信息素通讯系统的种内变异和种间差异非常有用 (Cardé and Haynes, 2004)。扩增片段长度多态性 (amplified fragments length polymorphism, AFLP) 作图分析发现 11 个 QTL 影响烟芽夜蛾和 *H.*

subflexa 的性信息素成分的含量。通过用 AFLP 研究烟芽夜蛾和 *H. subflexa* 的种间杂交后回交产生的回交后代群体,发现烟芽夜蛾的 22 号染色体与性信息素腺体中乙酸酯的含量存在负相关性,具有烟芽夜蛾的 22 号染色体的回交后代的性信息素腺体中乙酸酯的含量显著降低(Groot *et al.*, 2004)。

2 性信息素通讯系统进化与物种形成

通讯系统要求信号的产生与信号的接受存在适配性。稳定化选择压力促使昆虫性信息素产生与性信息素感受保持匹配。但是非对称的性选择压力造成性信息素生物合成系统和性信息素感受系统发生变异的速度不同。性信息素生物合成系统易于先发生突变,而产生新的性信息素混合物(Löfstedt, 1990, 1993)。比如,粉纹夜蛾的性信息素各成分的比例发生突变,但没有发现相应性信息素感受系统突变的雄性个体(Haynes and Hunt, 1990)。非对称的性选择是促使昆虫性信息素通讯系统进化的动力。

为了解释性信息素通讯系统的进化在物种形成中的作用,Phelan (1992, 1997) 提出非对称追踪假说(asymmetric tracking hypotheses)。该假说认为雌性个体经受的选择压力比较弱,性信息素容易发生漂变,产生新的性信息素混合物。雄性承受强的选择压力,往往具有较敏感而广谱的感受能力,以便于寻找合适的配偶。一旦出现新的性信息素类型,就定向选择对此性信息素感受的雄性个体,雄性个体的感受能力逐渐发生变化,适应新型性信息素混合物,与其相匹配后,形成新的性信息素通讯系统。稳定选择压力作用于新的性信息素通讯系统,使其固定,并与祖先发生隔离,最终形成新种。

性信息素生物合成系统往往由常染色体上多基因控制,涉及多个酶系统。性信息素前体化合物经过去饱和化、碳链缩短、还原反应、乙酰化等生物化学反应形成各种性信息素腺体成分(Roelofs, 1995; Roelofs and Rooney, 2003)。在性信息素腺体成分生物合成过程中一个基因发生突变都会引起性信息素成分及其相对含量的改变,导致性信息素混合物的巨大变化(Baker, 2002; Roelofs *et al.*, 2002; Roelofs and Rooney, 2003; Symonds and Elgar, 2004)。比如欧洲玉米螟的脂肪酸还原酶(Zhu *et al.*, 1996b)、巢蛾的 $\Delta 11$ 位去饱和酶(Löfstedt *et al.*, 1986b)、粉纹夜蛾的碳链缩短酶(Haynes and Hunt, 1990; Jurenka

et al., 1994) 的突变,以及欧洲玉米螟性信息素腺体内 $\Delta 14$ 位去饱和酶基因变成假基因和亚洲玉米螟 *O. furnacalis* 的 $\Delta 11$ 位去饱和酶基因变成假基因(Roelofs *et al.*, 2002),都令一些性信息素成分或者其比例发生变化。

雄蛾对性信息素行为反应的感受系统主要包括外周神经感受系统、中枢神经系统和运动神经系统。外周神经系统是触角,包括触角上性信息素感受器,以及其内的性信息素结合蛋白和性信息素膜受体蛋白。对性信息素感受的中枢神经系统主要是触角叶中的巨大神经纤维球及更高一级的前脑神经中枢(Hildebrand, 1995)。雄蛾对性信息素感受适应过程中,各水平的感受系统逐渐发生变化。Cossé 等(1995)发现在欧洲玉米螟 *Z. E* 种群的杂交 F_2 代中存在一些雄性个体具有与种群 *Z* 雄蛾相同的触角,而对性信息素的行为反应类似于 *E* 种群雄蛾。这些实验证明外周神经感受系统和中枢神经感受系统没有遗传连锁,而且外周神经感受系统和中枢神经感受系统与性信息素产生系统的遗传连锁程度存在差异。换句话说,就是欧洲玉米螟雄蛾对性信息素感受适应过程中,外周神经感受系统的变化与中枢神经系统变化不同步。*Z. E* 种群的触角叶内对性信息素单一成分反应的神经元表现种群特异性,在杂交 F_1 代雄性个体中对 *E* 种群的性信息素反应的神经元敏感性高、数量多。对性信息素混合物组分特异反应的 MGC 中神经元也表现种群特异性,对杂交代性信息素混合物组分反应的神经元只存在于杂交雄性个体中(Anton *et al.*, 1997; Hansson and Anton, 2000)。根据对欧洲玉米螟性信息素感受系统的研究结果,我们可以推测,其性信息素通讯系统进化过程是,雌性信息素发生变化,然后雄性感受系统逐渐发生适应性变化,首先触角叶内 MGC 功能发生分化,然后触角感器,特别是感器内膜受体发生相应变化,长时间进化后,性信息素结合蛋白结构发生相应变化。欧洲玉米螟与亚洲玉米螟的性信息素结合蛋白的氨基酸序列相似性说明 2 物种分化出来的时间不长(Willett and Harrison, 1999)。

3 展望

蛾类昆虫雌雄个体的通讯是促使性信息素通讯系统进化的重要原因(Löfstedt, 1993)。研究蛾类性信息素通讯系统的遗传构成可以帮助寻找、分析控制蛾类配偶选择的相关基因,进而强有力证明性选

择和物种形成相关的假说 (Löfstedt, 1993)。目前只有几种昆虫性信息素通讯系统的遗传机理得到研究,而对更多的种类相关研究仅局限在雌性昆虫的性信息素成分的鉴定和生物合成及雄性昆虫对性信息素电生理反应和行为反应。为了能够得到关于昆虫性信息素通讯系统遗传方式的一般性结论,更清楚地了解性信息素通讯系统的进化规律,需要对更多昆虫的该系统的遗传机制开展研究,并需要进一步深入研究性信息素生物合成过程中和性信息素引起的行为反应的信号转导过程中细小环节的分子遗传机理。

参考文献 (References)

- Almaas TJ, Mustaparta H, 1990. Pheromone reception in tobacco budworm moth, *Heliothis virescens*. *J. Chem. Ecol.*, 16 : 1 331 – 1 347.
- Almaas TJ, Mustaparta H, 1991. *Heliothis virescens* : response characteristics of receptor neurons in sensilla trichodea type 1 and type 2. *J. Chem. Ecol.*, 17 : 953 – 972.
- Anton S, Homberg U, 1999. Antennal lobe structure. In : Hansson BS ed. *Insect Olfaction*. Berlin : Springer-Verlag. 97 – 124.
- Anton S, Löfstedt C, Hansson BS, 1997. Central nervous processing of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Pyralidae). *J. Exp. Biol.*, 200 : 1 073 – 1 087.
- Baker TC, 2002. Mechanism for saltational shifts in pheromone communication systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99 : 13 368 – 13 370.
- Baker TC, Ochieng SA, Cossé AA, Lee SG, Todd JL, Quero C, Vickers NJ, 2004. A comparison of responses from olfactory receptor neurons of *Heliothis subflexa* and *Heliothis virescens* to components of their sex pheromone. *J. Comp. Physiol. A*, 190 : 155 – 165.
- Berg BG, Galizia CG, Brandt R, Mustaparta H, 2002. Digital atlases of the antennal lobe in two species of tobacco budworm moths, the oriental *Helicoverpa assulta* (male) and the American *Heliothis virescens* (male and female). *J. Comp. Neurol.*, 446 : 123 – 134.
- Berg BG, Mustaparta H, 1995. The significance of major pheromone components and interspecific signals as expressed by receptor neurons in the oriental tobacco budworm moth, *Helicoverpa assulta*. *J. Comp. Physiol. A*, 177 : 683 – 694.
- Berg BG, Almaas TJ, Bjaalie JG, Mustaparta H, 2005. Projections of male-specific receptor neurons in the antennal lobe of the oriental tobacco budworm moth, *Helicoverpa assulta* : a unique glomerular organization among related species. *J. Comp. Neurol.*, 486 : 209 – 220.
- Boo KS, Park KC, Hall DR, Cork A, Berg BG, Mustaparta H, 1995. (Z)-9-tetradecenol : a potent inhibitor of pheromone-mediated communication in the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta*. *J. Comp. Physiol. A*, 177 : 695 – 699.
- Cardé RT, Baker TC, 1984. Sexual communication with pheromones. In : Bell WJ, Cardé RT eds. *Chemical Ecology of Insects*. New York : Plenum Press. 355 – 383.
- Cardé RT, Haynes KE, 2004. Structure of the pheromone communication channel in moths. In : Cardé RT, Millar JG eds. *Advances in Insect Chemical Ecology*. Cambridge : Cambridge University Press. 283 – 332.
- Christensen TA, Mustaparta H, Hildebrand JG, 1991. Chemical communication in heliothine moths II. Central processing of intra- and interspecific olfactory messages in the male corn earworm moth *Helicoverpa zea*. *J. Comp. Physiol. A*, 169 : 259 – 274.
- Collins RD, Cardé RT, 1985. Variation in and heritability of aspects of pheromone production in the pink bollworm moth, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera : Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78 : 229 – 234.
- Collins RD, Cardé RT, 1989. Heritable variation in pheromone response of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera : Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 15 : 2 647 – 2 659.
- Cork A, Boo KS, Dunkelblum E, Hall DR, Jee-Rajunga K, Kehat M, Kong Jie E, Park KC, Tepgidagarm P, Liu X, 1992. Female sex pheromone of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera : Noctuidae) : Identification and field testing. *J. Chem. Ecol.*, 18 : 403 – 418.
- Cork A, Lobos EA, 2003. Female sex pheromone components of *Helicoverpa gelatopoeon* : first heliothine pheromone without (Z)-11-hexadecenal. *Entomol. Exp. Appl.*, 107 : 201 – 206.
- Cossé AA, Campbell M, Glover TJ, Linn CE Jr, Todd JL, Baker TC, Roelofs WL, 1995. Pheromone behavioral responses in unusual male European corn borer hybrid progeny not correlated to electrophysiological phenotypes of their pheromone-specific antennal neurons. *Experientia*, 51 : 809 – 816.
- Cossé AA, Todd JL, Baker TC, 1998. Neurons discovered in male *Helicoverpa zea* antennae that correlate with pheromone-mediated attraction and interspecific antagonism. *J. Comp. Physiol. A*, 182 : 585 – 594.
- Dunkelblum E, Kehat M, 1989. Female sex pheromone components of *Heliothis peltigera* (Lepidoptera : Noctuidae). Chemical identification from gland extracts and male response. *J. Chem. Ecol.*, 15 : 2 233 – 2 245.
- Evenen ML, Haynes KF, 2001. Potential for the evolution of resistance to pheromone-based mating disruption tested using two pheromone strains of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Entomol. Exp. Appl.*, 100 : 131 – 134.
- Evenen ML, Spohn BG, Moore AJ, Preziosi RF, Haynes KF, 2002. Inheritance and evolution of male response to sex pheromone in *Trichoplusia ni* (Lepidoptera : Noctuidae). *Chemecology*, 12 : 53 – 59.
- Fan WM, Sheng CF, Su JW, 2003. Electrophysiological and behavioral responses of both sexes of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hübner to sex pheromones. *Acta Entomol. Sin.*, 46(2) : 138 – 143.
- [范伟民, 盛承发, 苏建伟, 2003. 棉铃虫雌雄对性信息素的电生理和行为反应研究. *昆虫学报*, 46(2) : 138 – 143]
- Foster SP, Muggleston SJ, Löfstedt C, Hansson B, 1997. A genetic study on pheromone communication in two *Ctenopseustis* moths. In : Cardé RT, Minks AK eds. *Insect Pheromone Research : New Directions*. New York : Chapman & Hall. 514 – 524.
- Gadenne C, Picimbon JF, Becard JM, Lalanne-cassou B, Renou M, 1997. Development and pheromone communication systems in hybrids of

- Agrotis ipsilon* and *Agrotis segetum* (Lepidoptera : Noctuidae). *J. Chem. Ecol.*, 23 :191 – 209.
- Groot AT, Ward C, Wang J, Pokrzywa A, O'Brien J, Bennett J, Kelly J, Santangelo RG, Schal C, Gould F, 2004. Introgressing pheromone QTL between species : towards an evolutionary understanding of differentiation in sexual communication. *J. Chem. Ecol.*, 30 :2495 – 2514.
- Hansson BS, 1997. Antennal lobe projection patterns of pheromone-specific olfactory receptor neurons in moths. In : Cardé RT, Minks AK eds. *Insect Pheromone Research : New Directions*. New York : Chapman & Hall. 164 – 183.
- Hansson BS, Anton S, 2000. Function and morphology of the antennal lobe : new developments. *Ann. Rev. Entomol.*, 45 :203 – 231.
- Hansson BS, Löfstedt C, 1987. Inheritance of olfactory response to sex pheromone components in *Ostrinia nubilalis*. *Naturwissenschaften*, 74 :497 – 499.
- Hansson BS, Löfstedt C, Foster SP, 1989. Z-linked inheritance of male olfactory response to sex pheromone components in two species of tortricid moths, *Ctenopseustis obliquana* and *Ctenopseustis* sp. *Entomol. Exp. Appl.*, 53 :137 – 145.
- Hansson BS, Töth M, Löfstedt C, Szöcs G, Subchev M, Löfqvist J, 1990. Pheromone variation among eastern European and a western Asian population of the turnip moth *Agrotis segetum*. *J. Chem. Ecol.*, 16 :1611 – 1622.
- Haynes KF, Hunt RE, 1990. A mutation in pheromonal communication system of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. *J. Chem. Ecol.*, 16 :1249 – 1257.
- Haynes KF, 1997. Genetics of pheromone communication in the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. In : Cardé RT, Minks AK eds. *Insect Pheromone Research : New Directions*. New York : Chapman & Hall. 525 – 532.
- Hildebrand JG, 1995. Analysis of chemical signals by nervous systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92 :67 – 74.
- Hunt RE, Zhao BG, Haynes KF, 1990. Genetic aspects of interpopulational differences in pheromone blend of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. *J. Chem. Ecol.*, 16 :2935 – 2946.
- Kehat M, Dunkelblum E, 1990. Behavioral responses of male *Heliothis armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) moths in a flight tunnel to combinations of components identified from female sex pheromone glands. *J. Insect Behav.*, 3 :75 – 83.
- Klun JA, Maini S, 1979. Genetic basis of an insect chemical communication system : the European corn borer. *Environ. Entomol.*, 8 :423 – 426.
- Klun JA, Plimmer JR, Bierl-leonhardt BA, Sparks AN, Primiani M, Chapman OL, Lee GH, Lepone G, 1980a. Sex pheromone chemistry of the female corn earworm moth, *Heliothis zea*. *J. Chem. Ecol.*, 6 :165 – 175.
- Klun JA, Bierl-leonhardt BA, Plimmer JR, Sparks AN, Primiani M, Chapman OL, Lepone G, Lee GH, 1980b. Sex pheromone chemistry of the female tobacco budworm moth, *Heliothis virescens*. *J. Chem. Ecol.*, 6 :177 – 183.
- Laforest S, Wu WQ, Löfstedt C, 1997. A genetic analysis of population differences in pheromone production and response between two populations of the turnip moth, *Agrotis segetum*. *J. Chem. Ecol.*, 23 :1487 – 1503.
- Löfstedt C, Löfqvist J, Lanne BS, Van Der Per JNC, Hansson BS, 1986a. Pheromone dialects in European turnip moths *Agrotis segetum*. *OIKOS*, 46 :250 – 257.
- Löfstedt C, Herrebut WM, Du JW, 1986b. Evolution of the ermine moth pheromone tetradecyl acetate. *Nature*, 323 :621 – 623.
- Löfstedt C, Hansson BS, Roelofs WL, Bengtsson BO, 1989. No linkage between genes controlling female pheromone production and male pheromone response in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera : Pyralidae). *Genetics*, 123 :553 – 556.
- Löfstedt C, 1990. Population variation and genetic control of pheromone communication systems in moths. *Entomol. Exp. Appl.*, 54 :199 – 288.
- Löfstedt C, Hansson BS, Dijkerman HJ, Herrebut WM, 1990. Behavioral and electrophysiological activity of unsaturated analogues of the pheromone tetradecyl acetate in the small ermine moth *Yponomeuta rorellus*. *Physiol. Entomol.*, 15 :47 – 54.
- Löfstedt C, 1993. Moth pheromone genetics and evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340 :167 – 177.
- Mitter C, Poole RW, Matthews M, 1993. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera : Noctuidae). *Ann. Rev. Entomol.*, 38 :207 – 225.
- Monti L, Genemont J, Malosse C, Lalanne-Cassou B, 1997. A genetic analysis of some components of reproductive isolation between two closely related species, *Spodoptera latifascia* (Walker) and *S. descoinsi* (Lalanne-Cassou and Silvain) (Lepidoptera : Noctuidae). *J. Evol. Biol.*, 10 :121 – 134.
- Phelan PL, 1992. Evolution of sex pheromones and the role of asymmetric tracking. In : Roitberg BD, Isman MB eds. *Insect Chemical Ecology*. New York : Chapman & Hall. 265 – 314.
- Phelan PL, 1997. Genetics and phylogenetics in the evolution of sex pheromones. In : Cardé RT, Minks AK eds. *Insect Pheromone Research : New Directions*. New York : Chapman & Hall. 561 – 579.
- Priesner E, Baltensweiler W, 1987. A study of pheromone polymorphism in *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep, Tortricidae). 2. Pheromonal response types in F₁ hybrids between three host races. *J. Appl. Entomol.*, 104 :433 – 448.
- Raina AK, Klun JA, Lopez JD Jr, Leonhardt BA, 1986. Female sex pheromone of *Heliothis phloxiphaga* (Lepidoptera : Noctuidae) : Chemical identification, male behavioral response in flight tunnel, and field tests. *Environ. Entomol.*, 15 :931 – 935.
- Renou M, Gadenne C, Tauban D, 1996. Electrophysiological investigations of pheromone-sensitive sensilla in the hybrids between two moth species. *J. Insect Physiol.*, 42 :267 – 277.
- Roelofs W, Glover T, Tang XH, Sreng I, Robbins P, Eckenrode C, Löfstedt C, Hansson BS, Bengtsson BO, 1987. Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 84 :7585 – 7589.
- Roelofs WL, 1995. Chemistry of sex attraction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92 :44 – 49.
- Roelofs WL, Liu W, Hao G, Jiao H, Rooney AP, Linn CE Jr, 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proc. Natl.*

- Acad. Sci. USA*, 99 : 13 621 – 13 626.
- Roelofs WL, Rooney AP, 2003. Molecular genetics and evolution of pheromone biosynthesis in Lepidoptera. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100 : 9 179 – 9 184.
- Rothschild GHL, Nesbitt BF, Beevor PS, Cork A, Hall DR, Vickers NJ, 1982. Studies of the female sex pheromone of the native budworm, *Heliothis punctigera*. *Entomol. Exp. Appl.*, 31 : 395 – 401.
- Szöcs G, Raina A, Toth M, Leonhardt BA, 1993. Sex pheromone components of *Heliothis maritima* : chemical identification, flight tunnel and field tests. *Entomol. Exp. Appl.*, 66 : 247 – 253.
- Symonds MRE, Elgar MA, 2004. The mode of pheromone evolution : evidence from bark beetles. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271 : 839 – 846.
- Teal PEA, Heath RR, Tuminson JH, McLaughlin JR, 1981. Identification of a sex pheromone of *Heliothis subflexa* (Gn.) and field trapping studies using different blends of components. *J. Chem. Ecol.*, 7 : 1 011 – 1 022.
- Teal PEA, Tumlinson JH, 1997. Effects of interspecific hybridization between *Heliothis virescens* and *Heliothis subflexa* on the sex pheromone communication system. In : Cardé RT, Minks AK eds. *Insect Pheromone Research : New Directions*. New York : Chapman & Hall. 536 – 547.
- Toth M, Löfstedt C, Blair BW, Cabello T, Farag AI, Hansson BS, Kovalev BG, Maini S, Nesterov EA, Pajor I, Sazonov P, Shamshev IV, Subchev M, Szöcs G, 1992. Attraction of male turnip moths *Agrotis segetum* (Lepidoptera : Noctuidae) to sex pheromone components and their mixtures at 11 sites in Europe, Asia, and Africa. *J. Chem. Ecol.*, 18 : 1 337 – 1 347.
- Vickers NJ, Christensen TA, 2003. Functional divergence of spatially conserved olfactory glomeruli in two related moth species. *Chem. Senses*, 28 : 325 – 338.
- Vickers NJ, Christensen TA, Mustaparta H, Baker TC, 1991. Chemical communication in heliothine moths III. Flight behavior of male *Helicoverpa zea* and *Heliothis virescens* in response to varying ratios of intra- and inter-specific sex pheromone components. *J. Comp. Physiol. A*, 169 : 275 – 283.
- Vickers NJ, 2002. Defining a synthetic pheromone blend attractive to male *Heliothis subflexa* under wind tunnel conditions. *J. Chem. Ecol.*, 28 : 1 255 – 1 267.
- Wang CZ, Dong JF, 2001. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* (Lepidoptera : Noctuidae). *Chin. Sci. Bull.*, 46 : 489 – 491.
- Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 35 : 575 – 583.
- White CS, Lambert DM, Foster SP, 1995. Chemical signals and the recognition concept. In : Lambert DM, Spencer H eds. *Speciation and the Recognition Concept : Theory and Application*. Baltimore, Maryland : Johns Hopkins University Press. 301 – 326.
- Willett CS, Harrison RG, 1999. Pheromone binding proteins in the European and Asia corn borers : no proteins change associated with pheromone differences. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 29 : 277 – 284.
- Wu CH, 1993. Responses from sensilla on the antennae of male *Heliothis armigera* to its sex pheromone components and analogs. *Acta Entomol. Sin.*, 36(4) : 385 – 389. [吴才宏, 1993. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素及类似物的反应. *昆虫学报*, 36(4) : 385 – 389]
- Wu WQ, Cottrell CB, Hansson BS, Löfstedt C, 1999. Comparative study of pheromone production and response in Swedish and Zimbabwean population of turnip moth, *Agrotis segetum*. *J. Chem. Ecol.*, 25 : 177 – 196.
- Zhao XC, Yan YH, Wang CZ, 2003a. The sex-pheromone communication system of *Heliothis/Helicoverpa* species (Lepidoptera : Noctuidae). *Acta Entomol. Sin.*, 46(1) : 96 – 107. [赵新成, 阎云花, 王琛柱, 2003a. 实夜蛾属和铃夜蛾属昆虫性信息素通讯系统的研究进展. *昆虫学报*, 46(1) : 96 – 107]
- Zhao XC, Yan YH, Wang CZ, 2003b. EAG responses of the male cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) and the male oriental tobacco budworm (*H. assulta*) to female sex pheromones. *Acta Zool. Sin.*, 49(6) : 795 – 799. [赵新成, 阎云花, 王琛柱, 2003b. 雄性棉铃虫和烟青虫对雌性信息素的触角电生理反应. *动物学报*, 49(6) : 795 – 799]
- Zhao XC, Dong JF, Tang QB, Yan YH, Gelbic I, van Loon JJA, Wang CZ, 2005. Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* : development and morphological characterization of F₁ hybrids. *Bull. Entomol. Res.*, 95 : 409 – 416.
- Zhu J, Löfstedt C, Bengtsson BO, 1996a. Genetic variation in the strongly canalized sex pheromone communication system of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera : Pyralidae). *Genetics*, 144 : 757 – 766.
- Zhu JW, Zhao CH, Liu F, Bengtsson BO, Löfstedt C, 1996b. Reductase specificity and the ratio regulation of E/Z isomers in pheromone biosynthesis of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Pyralidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 26 : 171 – 176.

(责任编辑 : 袁德成)